

## Grao en Bioloxía



### Memoria do Traballo de Fin de Grao

**Revisión bibliográfica: Orientación magnética en aves migratorias**

**Revisión bibliográfica: Orientación magnética en aves migratorias**

**Literature review: Magnetic orientation of migratory birds**

**Martín Salgado Amil**

Junio, 2019

*Director Académico 1 : Montserrat Domínguez Pérez*

*Director Académico 2: Oscar Cabeza Gras*





UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE FÍSICA y  
CIENCIAS DE LA TIERRA

**Dña. Montserrat Domínguez Pérez y D. Oscar Cabeza Gras** autorizan la presentación del trabajo de fin de grado **"Revisión bibliográfica: Orientación magnética en aves migratorias"** presentado por **Martín Salgado Amil** para su defensa ante el tribunal calificador.

Dra. Montserrat Domínguez Pérez

Dr. Oscar Cabeza Gras

En A Coruña a 12 de julio de 2019



# ÍNDICE

## Resumen/Summary

1. Introducción y antecedentes históricos.....	1
2. Objetivos.....	4
3. Material y métodos.....	4
4. Resultados y Discusión.....	5
4.1 Orientación mediante compás magnético en aves.....	5
4.1.1 Características funcionales del compás magnético en aves.....	5
4.2 Desarrollo de los sistemas de navegación.....	7
4.3 Otros sistemas orientativos.....	9
4.4 Modelos de magnetorrecepción.....	9
5. Conclusiones/Conclusiones.....	15
6. Bibliografía.....	18



**Resumen:**

Este trabajo pretende agrupar información sobre el sistema de orientación mediante compás magnético en aves migratorias.

A pesar de que este sistema de orientación no es el único del que disponen las aves, sí es una fuente omnipresente de información orientativa no dependiente de factores externos como las condiciones climáticas.

Las aves se orientan por este sistema magnético en un proceso de dos pasos:

1- El mapa, que mediante variaciones en parámetros como la intensidad del campo magnético terrestre aporta información sobre la posición geográfica.

2- El compás, que mediante la inclinación del vector de la línea de fuerza del campo magnético respecto a la gravedad aporta información direccional, ya que este compás es de inclinación y no de polaridad, la dirección aportada es dirección polo o dirección ecuador.

Además de entender cómo funciona el sistema de navegación magnético en aves, trataré de esclarecer los modelos de magnetorrecepción propuestos, en los cuales se discuten dos hipótesis, una basada en un mecanismo de pares de radicales y otro que involucra partículas de magnetita.

**Palabras clave:** Aves; Orientación Magnética, Magnetorrecepción

**Summary:**

This work aims to summarize information to approach the magnetic compass orientation mechanism of migratory birds. Although this guidance system is not the only one available to birds, it is an omnipresent source of orientation information not dependent on external factors such as weather conditions.

The birds get orientation with this magnetic system in a two-step process:

1-The map: variations in parameters such as the intensity of the earth's magnetic field provide information on the geographical position.

2- The compass: the inclination of the magnetic field force vector with respect to gravity provides directional information, towards pole or equator direction.

In addition to understand how the magnetic navigation system works in birds, I will try to clarify the proposed models of magnetoreception, in which two hypotheses are discussed, one based on a mechanism of radical pairs and another one involving magnetite particles.

**Key words:** Birds; Magnetic Orientation; Magnetoreception

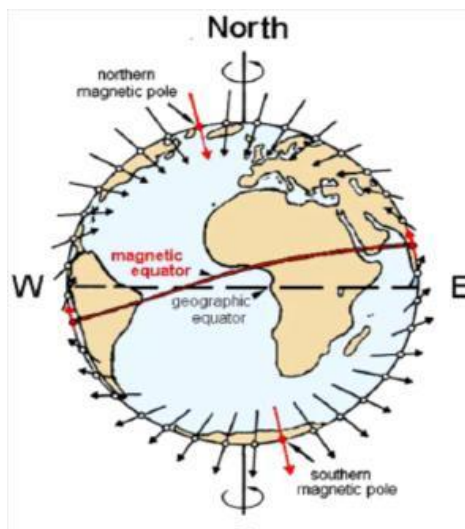


## 1- Introducción y antecedentes históricos:

El campo magnético terrestre es un dipolo que se comporta como un enorme imán, cuyos polos se encuentran muy cerca de los polos geográficos (rotacionales). Aunque en realidad el polo norte magnético se encuentre en posición sur geográfica y viceversa, se acepta por tradición llamar polo norte magnético al extremo del dipolo más próximo al polo norte geográfico y de la misma manera con el polo sur magnético (Campbell 2003).

Las líneas de fuerza del campo geomagnético salen del Sur magnético por la Antártida, dan la vuelta alrededor de la Tierra y entran de nuevo por la superficie del Norte magnético, por el polo Ártico, creando unos vectores de estas líneas de fuerza ascendentes en el Hemisferio Sur y descendentes en el Hemisferio Norte, siendo paralelos a la superficie terrestre en el ecuador. La intensidad de las líneas de fuerza disminuye gradualmente al avanzar hacia el ecuador, teniendo valores máximos de aproximadamente  $60.000 \text{ nT}^1$  en los Polos y de cerca de  $30.000 \text{ nT}$  en el Ecuador como se aprecia en la Figura 1 (Diego-Rasilla & Rodríguez-García 2007).

Estas características hacen del campo magnético una fuente muy fiable y omnipresente de información, donde el vector magnético, que es el vector entre la línea de fuerza del campo magnético y la línea de fuerza de la gravedad, aporta información direccional que el ave puede emplear como "compás"<sup>2</sup> y la distribución espacial de otros factores como la intensidad o inclinación pueden ser componentes del "mapa" aportando información sobre la



**Figura 1:** Diagrama del campo magnético terrestre, las flechas representan las líneas de fuerza del campo magnético con su correspondiente variación latitudinal del ángulo de inclinación con respecto a la gravedad (perpendiculares a la superficie en los polos y paralelas en el ecuador) y la intensidad magnética indicada por la longitud de las flechas (Wiltshko & Wiltshko 2005)

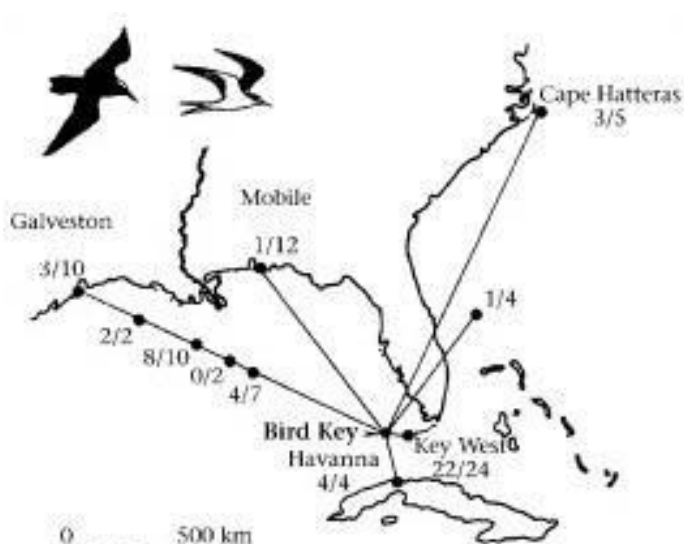
<sup>1</sup> nT: nanotesla, equivalente a  $10^{-9} \text{ T}$ . Siendo el tesla la unidad de inducción magnética del Sistema Internacional de Unidades.

<sup>2</sup> Compás: se emplea compás como préstamo del inglés, para no llevar a confusión con el término en español que sería brújula, para indicar capacidad sensorial de orientación basada en fuentes de información externa (ej: campo magnético, azimut solar, rotación y posición celeste)

posición geográfica del ave ya que varían entre los polos y el ecuador (Wiltschko & Wiltschko 1996).

El ser humano conoce la excelente capacidad de las aves para orientarse desde hace miles de años, los egipcios fueron los primeros en domesticar aves de la familia Columbidae para el envío de mensajes hace más de 4.000 años. Pero no fue hasta los comienzos del siglo XIX cuando los científicos se empezaron a interesar por el estudio de las capacidades orientativas en aves de una forma teórica, destacando las hipótesis de Viguiet en 1882 que sugerían el empleo de la distribución de las variables magnéticas como intensidad o inclinación al inicio del vuelo de "homing"<sup>3</sup>, o las hipótesis de Exner en 1883 y Reynaud en 1898, mencionadas con anterioridad por Darwin en 1873, que asumen que la información se obtiene durante el vuelo y no del punto de partida (Wiltschko & Wiltschko 2003).

A comienzos del siglo XX se comienza a estudiar la orientación de las aves de forma experimental. Así Watson y Lashley (Watson & Lashley 1915) demostraron con dos especies de aves marinas, *Anous stolidus* y *Sterna fuscata*, que estas no se orientaban empleado hitos visuales sobre el terreno al desplazarlas mar adentro a zonas desconocidas para ellas en las cuales no había ningún hito visual por el cual guiarse y al liberarlas, estas lograban regresar a sus nidos como se aprecia en la Figura 2.



**Figura 2:** Experimento de desplazamiento y liberación de *Anous stolidus* y *Sterna fuscata* desde la colonia situada en Bird Key. Los puntos negros indican los lugares de liberación y la relación entre aves que regresaron y las que fueron liberadas. (Watson & Lashley 1915)

<sup>3</sup> Homing: vuelos de media distancia, que no tienen finalidad migratoria, sino, la de regreso al nido. De ahora en adelante serán mencionados como vuelos de vuelta a casa.

Más tarde Griffin propuso el primer modelo de clasificación de los tipos de orientación en función de la dificultad del comportamiento orientativo, y sugería el empleo de hitos visuales y de compás para la orientación (Griffin 1956). En 1973 Schlichte observó mediante un experimento en el cual tapó los ojos de ejemplares de *Columbia livia domestica* privándolas de la capacidad visual, que estas se orientaban correctamente en la dirección de sus nidos, e incluso alguna alcanzaba zonas cercanas al nido, demostrando que los hitos visuales son redundantes y no tienen demasiada importancia en la orientación de las aves (Wiltschko & Wiltschko 2003).

En varias publicaciones Kramer (Kramer 1957, 1961) propone el modelo de "Mapa y Compás". Kramer describe los vuelos de vuelta a casa como una composición de dos pasos, el mapa determinaría la posición geográfica del lugar de liberación y el otro paso sería el mecanismo del compás que determinaría la dirección a seguir desde el punto de liberación.

Kramer también propuso el mecanismo de orientación por medio del compás solar, lo cual sería demostrado empíricamente mediante experimentos de "clock shifting" (cambio en el reloj interno<sup>4</sup>). En estos experimentos se modificaron los ritmos circadianos<sup>5</sup> naturales de las palomas confinándolas cinco días en cajas con un fotoperiodo diferente al natural (desfasado en 6 h). Al ser liberadas, estas se orientaron en una dirección desviada respecto a la dirección natural, lo esperado para el fotoperiodo al que habían estado sometidas, es decir su orientación era la orientación correcta para el momento del día que las aves percibían por el cambio en el reloj interno, debido a una falsa percepción del tiempo que les hizo calcular mal el acimut solar<sup>6</sup>, tal, como se observa en la Figura 3 (Keeton 1974).

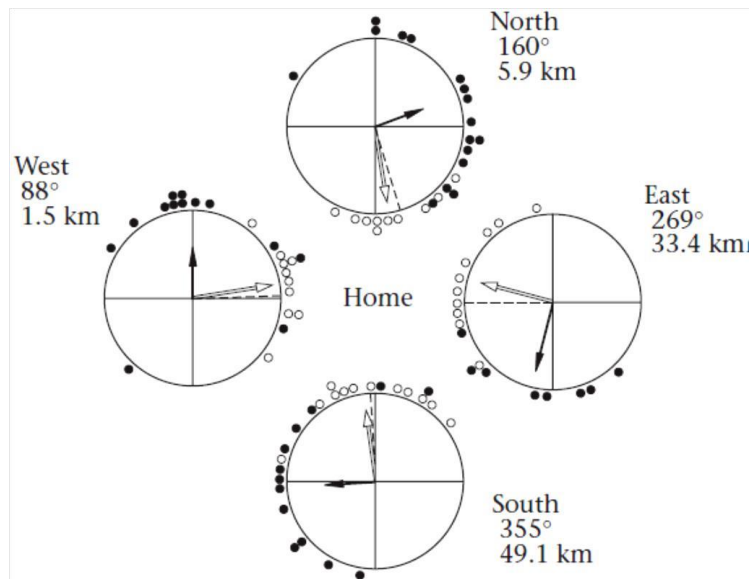
Este mecanismo de orientación por compás solar no explica cómo se orientan bajo condiciones de elevada nubosidad. Es entonces cuando se describe un modelo alternativo basado en un compás geomagnético (Wiltschko & Wiltschko 2003). En esta última idea es en lo que se va a centrar este trabajo.

---

<sup>4</sup> Reloj interno: es la estructura que regula los ritmos circadianos en los organismos.

<sup>5</sup> Ritmos circadianos: son oscilaciones en las variables biológicas en intervalos regulares de tiempo, que suelen estar asociados a cambios ambientales rítmicos.

<sup>6</sup> Acimut solar: es el ángulo que forma la posición solar con respecto al Norte en sentido de las agujas del reloj.



**Figura 3:** Orientación mediante compás solar en *Columba livia domestica*. Efecto del desfase en el reloj interno de 6h respecto al fotoperiodo natural. La dirección al nido está indicado mediante una línea de puntos, los puntos blancos son las palomas control y los negros las palomas tratadas, las flechas señalan la media de los resultados en los respectivos casos. (Keeton 1974).

## 2- Objetivos:

Este trabajo pretende agrupar los conocimientos actuales sobre la orientación de las aves, centrándose en la orientación magnética, creando una visión actual de la orientación y navegación de las aves desde la ontogenia<sup>7</sup> y desarrollo de los sistemas de navegación, la interacción con otras formas de orientación y los modelos de magnetorrecepción.

## 3-Material y métodos:

Se ha realizado una revisión bibliográfica utilizando los términos “Bird magnetic orientation” en la búsqueda por tema de la base de datos *Web of Science* entre febrero y junio del 2019, que proporcionó 1.004 resultados, de estos el primer criterio de selección fue el número de citas, descartando aquellos que tuviesen menos de 50 citas, ya que un mayor número de citas indica una mayor repercusión e importancia del artículo en cuestión. Tras esta criba, el número de artículos disminuyó a 196. Después de revisar dichos artículos se empleó como

<sup>7</sup> Ontogenia: del latín “ontos” que es el ser y “genos” formación; define la formación y desarrollo individual de cada organismo o características del mismo.

criterio revisar los artículos citados en los artículos de revisión bibliográfica seleccionados en el paso anterior. Finalmente se trabajó con un monto de aproximadamente 40 artículos.

#### **4- Resultados y Discusión:**

##### **4.1- Orientación mediante compás magnético en aves:**

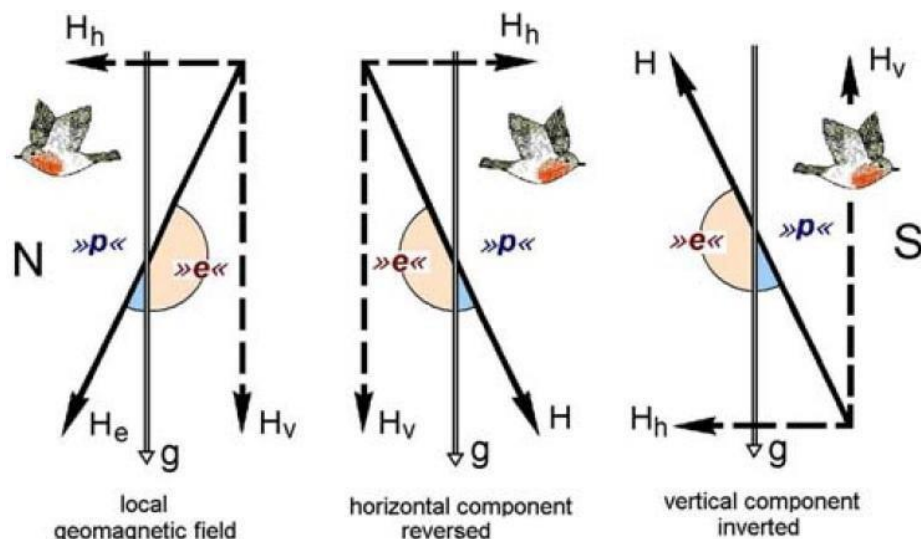
El compás magnético es la capacidad de determinar direcciones para el desplazamiento con la ayuda del campo magnético.

El compás magnético fue descrito por primera vez en petirrojos (*Erithacus rubecula*), un paseriforme con migraciones nocturnas por W. Wiltschko en 1968. Varios individuos fueron capturados en época migratoria y se observó que dentro de las cajas donde fueron encerrados, los pájaros mostraban una preferencia direccional que coincide con la dirección de la migración. Este comportamiento se empleó para observar la orientación de los mismos en laboratorio, donde las condiciones magnéticas son fácilmente alterables. Se demostró así que si el Norte magnético era modificado sin alterar la inclinación del vector magnético ni la intensidad de la fuerza magnética, los pájaros variaban su preferencia direccional en función al cambio en el Norte magnético, evidenciando así que las aves emplean el campo magnético para localizar la dirección (Wiltschko & Wiltschko 1972).

##### **4.1.1- Características funcionales del compás magnético en aves:**

- **Compás de inclinación:** La información direccional procede de la inclinación de las líneas de fuerza del campo magnético con respecto a la gravedad, en vez de la polaridad (Norte-Sur). Esto fue demostrado experimentalmente con ejemplares de petirrojo (*Erithacus rubecula*), encerradas en cajas y bajo condiciones magnéticas controladas, en condiciones naturales las líneas de fuerza del campo magnético terrestre salen desde el Sur hacia arriba y desde el Norte hacia abajo. La fuerza magnética puede describirse como un vector tridimensional que tiene un componente vertical y otro horizontal. Si se revierte la componente

horizontal bajo condiciones experimentales las líneas de fuerza van del Norte hacia arriba a Sur hacia abajo, lo que produce que las aves cambien su dirección en las cajas, igual que si se invierte la componente vertical el ave cambia su orientación con respecto a la orientación natural. De este modo un ave que no percibe la polaridad no encontraría ninguna diferencia entre revertir la horizontal o invertir la vertical. El compás magnético de las aves no diferencia entre el Norte y el Sur magnético, sino más bien diferencia entre la dirección al polo, donde el eje entre las líneas de fuerza del campo magnético y la gravedad forman un ángulo agudo y dirección al ecuador donde el ángulo de este eje es mayor de  $90^\circ$ , de tal forma que el ave que tiene que mantener la dirección al polo, tras las inversiones de las componentes mantiene esa dirección, como se observa en la Figura 4 (Wiltschko & Wiltschko 1972). Además se demostró que la orientación basada en el compás magnético requiere incidencia de luz del espectro del azul al verde (424 nm azul a 565 nm verde) mientras que con luz incidente amarilla o de longitudes de onda superiores (590 nm o más) las aves se desorientan. Esto sugiere la implicación de fotopigmentos en el compás magnético de las aves (Wiltschko 2004)



**Figura 4:** Experimento de inversión de las componentes del campo magnético. Izquierda: campo geomagnético local, con polaridad norte, líneas de fuerza del campo magnético apuntando sur-arriba/norte-abajo. Centro: componente horizontal invertida experimentalmente, con polaridad sur, líneas de fuerza apuntando norte-arriba/sur-abajo. Derecha: componente vertical invertida experimentalmente, mantiene polaridad norte, pero líneas de fuerza apuntando sur-abajo/norte-arriba, por lo que un compás de inclinación indicará dirección opuesta al campo geomagnético local, mientras que un compás de polaridad señalaría la misma dirección. En donde N y S indican Norte y Sur magnéticos; H el vector magnético; He el vector geomagnético; Hh, Hv las componentes horizontal y vertical respectivamente; g el vector de la gravedad y  $\gg p \ll$  y  $\gg e \ll$  indican dirección al polo y dirección al ecuador (Wiltschko & Wiltschko 2005).

- El rango de intensidades a las que un ave se orienta es restringido, un aumento o disminución de un 25% sobre la intensidad total de la fuerza magnética conlleva a la desorientación del ave. Pero esta exposición prolongada durante 3 días produce un autoajuste a esas intensidades y el ave recupera la capacidad de orientarse. La capacidad de adaptarse a nuevas intensidades es mucho más amplia que el rango de intensidades de la fuerza geomagnética actual que como ya mencionamos con anterioridad varía entre los 60.000 nT en los polos y 30.000 nT en el ecuador (Wiltschko & Wiltschko 2002, 1978). Se propone así la intensidad como una especie de mapa magnético, que proporciona la capacidad de navegación magnética, si el ave se desplaza hacia los polos notará un aumento en la intensidad del campo magnético al igual que si se dirige al ecuador notará una disminución en la intensidad, pudiendo así determinar su posición geográfica (Wiltschko & Wiltschko 2005).

#### **4.2- Desarrollo de los sistemas de navegación:**

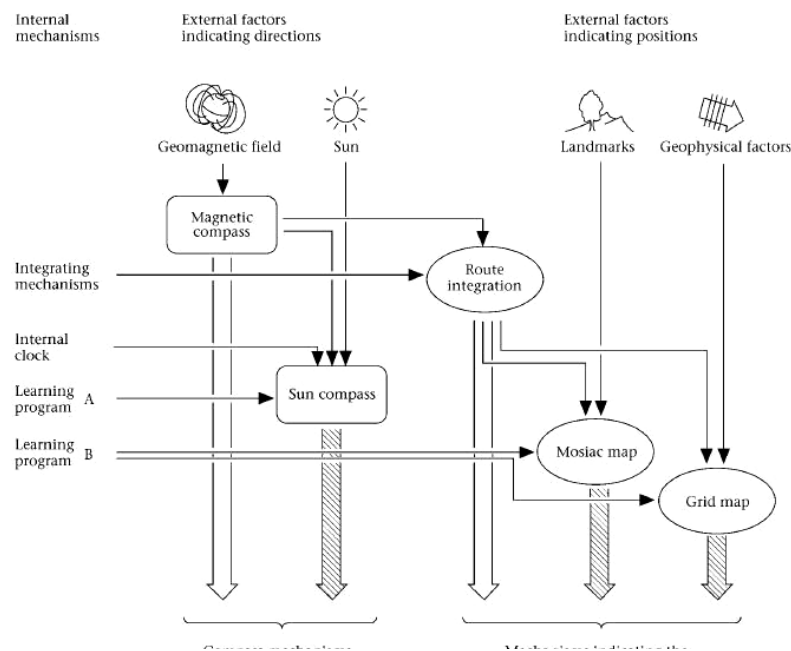
El compás magnético parece ser el primer mecanismo de orientación en aves al nacer y el cimiento sobre el que se yerguen los demás sistemas de navegación. Esto fue demostrado en aves migratorias de primer año a las que se les colocaron imanes en la cabeza en vuelos durante días despejados, lo que les impedía orientarse mediante el mecanismo de compás magnético por lo que se mostraron desorientadas mientras que aves de la misma especie pero con experiencia previa se guiaron correctamente sin dificultad ya que podían emplear otros sistemas de navegación aprendidos (Keeton 1971). Además el compás magnético sirve como referencia para establecer y desarrollar los otros componentes del sistema de navegación completo como se aprecia en la Figura 5, como por ejemplo el compás solar. Este es establecido por las aves tras observar el acimut solar y su posición en diferentes momentos del día, integrándolo con la información proporcionada por el reloj interno y la dirección geográfica aportada por el compás magnético (Wiltschko *et al.* 1983).

Una vez establecido el compás solar se vuelve el sistema de orientación prioritario para las aves. Esto fue demostrado en experimentos con (*Columbia livia domestica*) en los que se les variaba el reloj interno sin manipularles el

compás magnético, las aves mostraban desviaciones proporcionales al cambio en el reloj interno respecto a las aves control (Keeton 1974). De todas formas, el compás magnético mantiene cierta importancia, ya que las palomas a las cuales se les varió el reloj interno, fueron capaces de volar de vuelta a casa en el mismo día, antes de que el reloj interno se reajustase, lo que sugiere que para la vuelta dejaron de guiarse por el compás solar para guiarse por el magnético (Wiltschko & Wiltschko 1996).

Se habla de experimentos con palomas, aunque estas no sean aves migratorias ya que se sabe que si que tienen capacidades orientativas y se emplean como ave modelo de estudio en trabajos sobre la orientación, ya que se sabe que los mecanismos de orientación y sus características no deben diferir demasiado con las de otras aves que si son verdaderamente migratorias (Beason 2005).

#### 4.3- Otros sistemas orientativos:



**Figura 5:** Modelo propuesto de desarrollo del sistema de navegación completo, integrando los sistemas de navegación con el reloj interno a partir del compás magnético innato, mediante programas de aprendizaje. Las flechas blancas señalan los mecanismos basados en componentes innatos y las flechas rayadas los mecanismos aprendidos (Wiltschko & Wiltschko 2003).

Según Mouritsen (Mouritsen 2018) existen otros mecanismos de orientación:

- Compases celestes:
  - Compás solar: el compás solar es aprendido y se basa en el acimut del Sol, que es el ángulo que forma la posición del Sol con el Norte



en sentido de las agujas del reloj. Para establecer este mecanismo, las aves deben observar y correlacionar el acimut solar con su reloj interno circadiano.

- **Compás de estrellas:** este compás también es aprendido, y les lleva al menos siete noches despejadas completas observando la rotación celeste hasta identificar el Norte o Sur dependiendo del hemisferio, esto consiste en observar la rotación hasta identificar la zona central del firmamento donde no existe rotación, la estrella polar en el polo Norte y las estrellas circumpolares del polo Sur. Una vez han identificado el Norte o el Sur, identifican el patrón geométrico de las estrellas por lo que ya no necesitan observar la rotación, y les basta con observar la posición de determinadas estrellas.
- **Señales olfativas:** Juegan un importante papel en los vuelos de vuelta a casa y de localización del nido. Se basan en químicos volátiles detectados por receptores olfativos.
- **Hitos Visuales:** También juegan un importante papel en los vuelos de vuelta a casa y de localización del nido, aunque las líneas de costa o los picos montañosos también pueden servir en vuelos migratorios de larga distancia

#### **4.4- Modelos de magnetorrecepción:**

Actualmente se consideran tres modelos de magnetorrecepción como las opciones más aceptadas:

- **La inducción electromagnética:**  
Está restringida a animales marinos ya que necesita agua salada como medio circundante por su alta conductividad, además de electrorreceptores muy sensibles como las ampollas de Lorenzini de los peces condriktios.  
La inducción electromagnética sería la producción de un voltaje a través de un conductor eléctrico que se mueve por un campo magnético estático. Es decir, los condriktios al nadar atravesarían las líneas de

fuerza del campo geomagnético en distintos ángulos, que inducen diferentes voltajes en los electrorreceptores (Kalmijn 1978).

- Magnetorrecepción basada en partículas de magnetita:

La magnetita es una forma de óxido de hierro ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) cuyas propiedades generales dependen del tamaño y forma de las partículas. Asimismo es la única sustancia ferromagnética de origen biogénico que ha sido detectada en animales (Johnsen & Lohmann 2005). En concreto partículas de magnetita han sido encontradas en la parte alta del pico de las aves (Kirschvink *et al.* 2001).

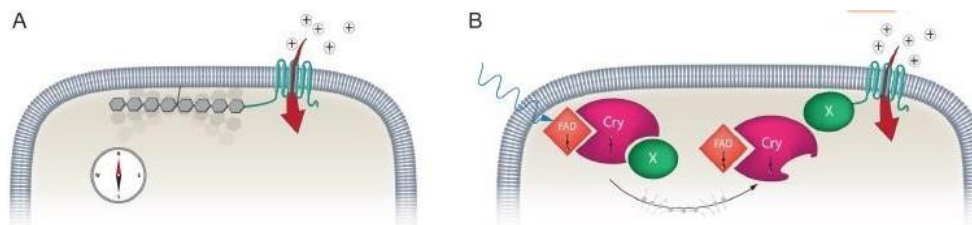
Esta hipótesis de magnetorrecepción basada en partículas de magnetita propone que el movimiento de los cristales de magnetita en el interior de células especializadas podrá convertir la fuerza ejercida por el campo magnético sobre estas partículas de magnetita en una señal mecánica que podrá ser detectada por el sistema nervioso (Diego-Rasilla & Rodríguez-García 2007).

Se conocen en las aves dos tipos de partículas magnéticas:

- 1- Cristales de magnetita de dominio único: funcionan como imanes permanentes con dos polos y giran respecto al alineamiento con el campo magnético terrestre. Hay varios modelos que explicarían la transducción de la información magnética, por ejemplo, podrían ejercer presión en receptores secundarios (mecanorreceptores) al alinearse las partículas de magnetita con el campo magnético (Walker *et al.* 2002). Otra forma posible es que estas partículas de magnetita estuviesen conectadas mediante filamentos al citoesqueleto y al rotar abran canales iónicos como se aprecia en la Figura 6A (Nordmann *et al.* 2017).

Ambos mecanismos hipotéticos permitirían detectar la dirección del vector magnético al alinearse las partículas de magnetita con la dirección del campo magnético, así como, la intensidad del campo magnético ya que la dispersión de las partículas magnéticas variaría con la intensidad (Walker *et al.* 2002).

2- Partículas superparamagnéticas: son más pequeñas que las anteriores y no tienen un momento magnético permanente ya que este fluctúa a temperatura ambiente por procesos de reagitación térmica. Estas no pueden rotar físicamente para alinearse con los campos magnéticos externos, sin embargo, pueden generar campos suficientemente fuertes para atraer o repeler partículas magnéticas vecinas. Mediante estas interacciones se podría transformar la señal magnética en información mecánica facilitando así la detección de la dirección, intensidad o ambas del campo magnético (Johnsen & Lohmann 2005).



- Magnetorrecepción química:

**Figura 6:** Dos posibles mecanismos de magnetorrecepción en aves. (A) Mecanismo de magnetorrecepción basado en partículas de magnetita, los cristales de magnetita que están representados como una cadena ligada a la membrana plasmática mediante unión con el citoesqueleto, al alinearse estos cristales de magnetita de dominio único con el campo magnético terrestre, ejercen una fuerza de torsión sobre un canal iónico, que se abre y produce un cambio en el potencial de membrana. (B) Mecanismo de magnetorrecepción químico dependiente de luz, la flecha azul representa la luz que induce la formación de un par de radicales entre Cry (el criptocromo) y el cofactor FAD. El estado de espín de los electrones se interconvierte entre antiparalelo ( $\uparrow\downarrow$ ) y paralelo ( $\downarrow\downarrow$ ) dependiendo del campo magnético del ambiente, y se produce la activación de una molécula de señalización desconocida (X) que regula la apertura de un canal iónico (Nordmann et al. 2017).

El mecanismo de magnetorrecepción química propone la existencia de reacciones químicas moduladas por el campo magnético terrestre. Aunque parezca inverosímil que un campo magnético tan débil como el terrestre pueda influir en una reacción química, existen varias hipótesis que explican la posible influencia de este sobre reacciones químicas específicas. Los modelos propuestos y más aceptados son aquellos que implican reacciones químicas en los que intervienen los "pares de radicales", que son pares de moléculas que poseen un número impar de electrones, y que al poder tener un electrón desemparejado podrían tener un momento magnético propio. (Diego-Rasilla & Rodríguez-García 2007)

El movimiento orbital de cada electrón en el átomo crea un pequeño campo magnético y la rotación de cada electrón sobre su eje crea un espín<sup>8</sup>, que a su vez genera un segundo campo magnético. Simultáneamente, los protones y neutrones del núcleo tienen espines propios que se suman formando un espín nuclear total. De esta forma los electrones y el núcleo tienen momentos magnéticos intrínsecos proporcionales a su espín, adoptando la molécula estados cuánticos con diferentes espines y momentos magnéticos, denominados estados "singlete" (su espín es cero) y estados "tripletes" (espín igual a uno). Las moléculas en diferentes estados de espín son químicamente diferentes, con distinta energía y reaccionando de forma diferente, por lo que una transición de un estado "singlete" a "triplete" puede actuar como un interruptor molecular e iniciar una reacción sensorial. Basándose en esto se proponen los modelos de compás magnético químico (Lohmann & Johnsen 2000). Se propone un modelo de reacción bioquímica de transferencia de electrones fotoinducida donde los campos magnéticos externos puedan inducir cambios en los estados de espín de los productos, es decir, una molécula se excita por la absorción de un fotón y cede un electrón a otra molécula quedando cada una con un electrón desapareado y formándose pares de radicales en estado "singlete", que mediante interconversión "singlete-triplete" pueden pasar de pares de tipo "singlete" con los espines antiparalelos a estados "triplete" con los espines paralelos. Aquí es donde entraría en juego el campo magnético terrestre que altera la dinámica de transición entre los diferentes estados de espín variando la velocidad de generación de "tripletes" en función del alineamiento de la molécula respecto al campo magnético como se distingue en la Figura 7. En esos estados triplete se activaría una molécula de señalización desconocida que regulará la apertura de un canal iónico como se observa en la Figura 6B. Es decir, el campo geomagnético estaría modulando mediante su fuerza y dirección la producción de los productos químicamente diferentes (Ritz *et al.* 2004).

---

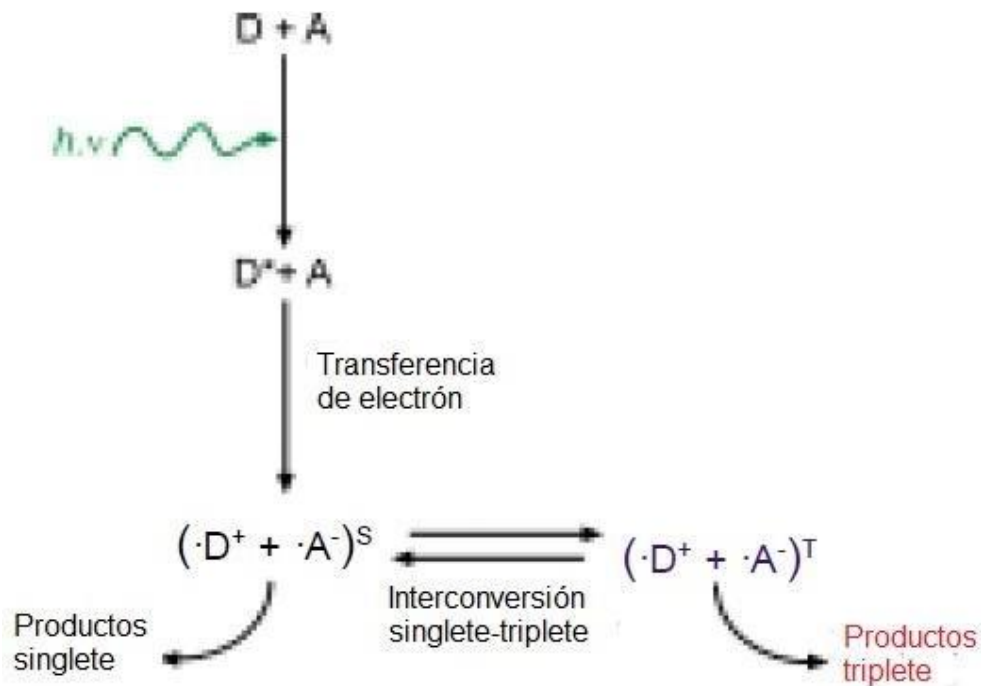
<sup>8</sup> Espin: propiedad física de las partículas subatómicas que indica el momento angular intrínseco de valor fijo.

Estas reacciones de par de radicales deben tener lugar en el interior de membranas celulares y la transferencia inicial del electrón debe ser inducida por fotoexcitación, por lo que los magnetorreceptores químicos deben ser fotorreceptores, es decir fotopigmentos. Esto explica también la dependencia a la luz de la magnetorrecepción, siendo también lógico que si estas moléculas son fotopigmentos, será poco probable que absorban luz de todo el rango del espectro, prediciendo que la orientación magnética deberá verse modificada por las longitudes de onda de luz incidente como ha sido comprobado en diversos estudios (Wiltschko & Wiltschko 2005).

Para que la magnetorrecepción química proporcione información direccional y sirva de compás en la orientación espacial, la formación de productos "triplete" ha de variar en función a la dirección del movimiento del animal por lo que se asume que los magnetorreceptores (fotopigmentos) han de estar en una disposición ordenada, orientados en varias direcciones y mantener una posición invariable en el animal (Ritz et al. 2000). Esto se cumple en la disposición esférica de los fotopigmentos de la retina de las aves (Pinzon-Rodriguez *et al.* 2018). Y yendo un poco más allá, en concreto en el ojo derecho, ya que experimentos en los que se les tapaba el ojo derecho o el izquierdo a petirrojos (*Erithacus rubecula*), demostraron una fuerte lateralización de este sistema de magnetorrecepción exclusivo en el ojo derecho (Wiltschko *et al.* 2002).

Se proponen los criptocromos como los fotopigmentos encargados de la magnetorrecepción, ya que son los únicos fotopigmentos que forman pares de radicales mediante excitación lumínica en vertebrados (Ritz *et al.* 2000). Los criptocromos son flavoproteínas que tienen funciones de regulación en el ciclo circadiano en animales y plantas, en estas últimas también participan en el desarrollo. Se han observado cuatro tipos distintos de criptocromos en la retina de las aves, pero se propone en concreto el criptocromo Cry4 como posible molécula magnetorreceptora, ya que tiene una gran afinidad para el FAD que es necesario para la formación de un par radical mediante activación lumínica. El Cry4 no parece participar en la regulación de los ritmos circadianos ya que la

expresión del mismo no sigue ritmos circadianos como las otras tres formas (Cry1a, Cry1b y Cry2), que si presentan actividad reguladora de ritmos circadianos como se observó en diversos estudios en *Erithacus rubecula* o *Taeniopygia guttata* (Pinzon-Rodriguez *et al.* 2018; Günther *et al.* 2018). Además el Cry4 solo se ha encontrado en especies que presentan un comportamiento magnetorreceptor.



**Figura 7:** Esquema del mecanismo de pares de radicales. Una molécula absorbe un fotón de luz y crea un par de radicales de tipo "singlete" por transferencia electrónica. La interconversión "singlete-triplete" depende del alineamiento de las moléculas respecto al campo magnético ambiental. Los productos "singlete" son químicamente diferentes a los "triplete" y por eso pueden tener un papel importante en la magnetorrecepción (Diego-Rasilla & Rodríguez-García 2007).

## 5-Conclusiones:

Se ha visto que el sistema de orientación magnética en las aves funciona como un sistema de dos pasos, por un lado el mapa que permite determinar su posición geográfica y el compás que determina la dirección a seguir, ambos mediante información aportada por las variables del campo magnético terrestre como la intensidad o la inclinación.

Se sabe también que el sentido de magnetorrecepción es innato en aves y que es el pilar fundamental junto con el reloj interno circadiano, para establecer mediante complejos procesos de aprendizaje los distintos sistemas de navegación, que formarán el sistema de navegación completo de las aves

adultas en las cuales los sistemas de orientación mediante mecanismos celestes se vuelven los sistemas preferentes, pero sin excluir a los demás sistemas de navegación, que actúan cuando las condiciones ambientales o internas del ave entran en conflicto con los mecanismos celestes.

Se proponen dos modelos de magnetorrecepción hipotéticos:

La magnetorrecepción basada en partículas de magnetita alojadas en la parte alta del pico, funcionaría como cadenas de partículas de magnetita, que interactuarían con el campo magnético terrestre y aportarían información direccional e incluso de posición geográfica a las aves al convertir la fuerza del campo magnético terrestre en fuerza mecánica dentro de células especializadas.

La magnetorrecepción química basada en un modelo de par de radicales, en el cual una molécula es excitada por la absorción de un fotón cede un electrón y se crea un par de radicales, que dependiendo de la alineación con el campo magnético terrestre varía la velocidad de interconversión singlete-triplete.

Los conocimientos actuales acerca de los modelos de magnetorrecepción no son suficientes para afirmar cuál es el modelo de magnetorrecepción empleado, ya que ambos son modelos hipotéticos aunque hay evidencias que los apoyan, como por ejemplo que se han encontrado tanto partículas de magnetita en el pico como fotopigmentos en las retinas de las aves, además de que está demostrado que la magnetorrecepción es dependiente de luz del espectro de onda del azul al verde, lo cual tendría sentido si en el mecanismo de magnetorrecepción participase un fotopigmento.

Así con todo, la opción más aceptada hasta el momento es que el mecanismo basado en la magnetita aporte información sobre la posición geográfica desde el pico y el mecanismo químico aporte información direccional desde el ojo derecho. Siendo, en este último mecanismo, el fotopigmento más aceptado el criptocromo, más concretamente el Cry4, que no muestra actividad reguladora de los ritmos circadianos como otros tipos de criptocromos también presentes en las retinas de las aves.

Los conocimientos actuales sobre la magnetorrecepción aún están en fase de desarrollo, aunque ya se empieza a formar una imagen clara de cómo se percibe la información del compás magnético. Por ahora existen muchas incógnitas acerca de la magnetorrecepción y del procesamiento de la información desde estos receptores hasta el cerebro.

Futuros avances en el conocimiento del comportamiento, anatomía y fisiología nos ayudarán a encontrar e identificar las estructuras de recepción magnética.

La investigación futura debe ser interdisciplinar, fundamentalmente químicos, físicos y biólogos deberán unir esfuerzos para comprender en toda su complejidad el sistema de orientación en aves.

## **Conclusions:**

It has been seen that the system of magnetic orientation in birds works as a two-step system, on one hand the map that allows to determine its geographical position and on the other hand the compass that determines the direction to follow, both by information provided by the variables of the field terrestrial magnetic as intensity or inclination.

It is also known that the sense of magnetoreception is innate in birds and that it is the primary pillar, together with the internal circadian clock, to establish the learning processes of the different navigation systems which form the complete navigation system of adult birds. In this one the system of orientation by celestial mechanisms become the reference ones, not excluding other navigation systems which act secondary, when bird's environment or internal conditions come into conflict with celestial mechanisms.

Two hypothetical models are proposed for the magnetoreception:

The magnetoreception model is based on magnetite particles housed in the upper part of the peak, would function as chains of magnetite particles, which would interact with the earth's magnetic field and provide directional information and even geographical position to the birds by converting the Earth's magnetic field force into mechanical strength within specialized cells.

The chemical magnetoreception model is based on the absorption of a photon photopigments in the retinas of the birds, producing the creation of radical a pair of radicals which, depending on the alignment with the Earth's magnetic field, varies the speed of singlet-triplet interconversion.

The current knowledge of the models of magnetoreception is not enough to conclude which is the model of magnetoreception used, since both are hypothetical models although there is some evidence that support both models,



since both, magnetite particles have been found in the peak and photopigments in the retinas of the birds, besides that it is demonstrated that the magnetoreception is light-dependent of the wave spectrum from blue to green, which would make sense if a photopigment was involved in the mechanism of magneto-perception.

Thus, the most accepted option until now is that the magnetite-based mechanism from the peak provides information on the geographic position; and the chemical mechanism of photopigments in the right eye retina provides directional information. In this last mechanism the photopigment most accepted cryptochrome, more specifically Cry4, does not show regulatory activity of circadian rhythms as other types of cryptochromes also present in the retinas of birds.

Current knowledge about magneto-perception is still in the development phase, although a clear image of how the magnetic compass information is perceived is already being formed. For now there are many unknowns about the magneto-perception and the processing of information from these receptors to the brain.

Future advances in the knowledge of behavior, anatomy and physiology will help us to find and identify the structures of magnetic reception.

Future research should be interdisciplinary, fundamentally chemists, physicists and biologists should join efforts to understand the bird orientation system in all its complexity.

## **6- Bibliografía:**

Beason, R. C. (2005). "Mechanism of Magnetic Orientation in Birds" *Integrative and Comparative Biology* 45:565–73

Campbell, W. H. (2003). "Introduction to Geomagnetic Fields." *Cambridge University Press, Cambridge*.

Diego-Rasilla, F. J. & Rodríguez-García, L. (2007). "Orientación Magnética y Magnetorrecepción En Anfibios." *Revista Española de Herpetología* 21:19–39.

Griffin, D. R. (1956). "Bird Navigation." *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 27:359–400.

- Günther, A., Einwich, A., Sjulstok, E., Feederle, R., Bolte, P., Karl-Wilhelm K., Solov'yov, I. A., & Mouritsen, H. (2018). "Double-Cone Localization and Seasonal Expression Pattern Suggest a Role in Magnetoreception for European Robin Cryptochrome 4." *Current Biology* 28:211–23.
- Johnsen, S. & Lohmann, K. J. (2005). "The Physics and Neurobiology of Magnetoreception." *Nature Reviews Neuroscience* 6:703–12.
- Kalmijn, A. J. (1978). "Electric and Magnetic Sensory World of Sharks, Skates, and Rays. In: Hodgson FS, Mathewson RF (Eds) Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays." *Office of Naval Research, Arlington VA*:507–528.
- Keeton, W. T. (1974). "The Orientational and Navigational Basis of Homing in Birds." *Advances in the Study of Behavior* 5:47– 132.
- Keeton, W. T. (1971). "Magnets Interfere with Pigeon." *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A* 68:102–6.
- Kirschvink, J. L., Walker, M. M., & Diebel, C. E. (2001). "Magnetite-Based Magnetoreception." *Current Opinion in Neurobiology* 11:462–68.
- Kramer, G. (1957). "Experiments in Bird Orientation and Their Interpretation." *Ibis* 99:196–227.
- Kramer, G. (1961). "Long-Distance Orientation." *Biology and Comparative Physiology of Birds* 341– 371.
- Lohmann, K. J. & Johnsen, S. (2000). "The Neurobiology of Magnetoreception in Vertebrate Animals." *Trends in Neuroscience* 23:153–59
- Mouritsen, H. (2018). "Review Long-Distance Navigation and Magnetoreception in Migratory Animals." *Nature* 558:50–59.
- Nordmann, G. C., Hochstoeger, T., & Keays, D. A. (2017). "Unsolved Mysteries: Magnetoreception — A Sense without a Receptor." *PLoS Biology* 15:1-11.
- Pinzon-Rodriguez, A., Bensch, S., & Muheim, R. (2018). "Expression Patterns of Cryptochrome Genes in Avian Retina Suggest Involvement of Cry4 in Light-Dependent Magnetoreception." *Journal of The Royal Society Interface* 15:1–9.
- Ritz, T., Adem, S., & Schulten, K. (2000). "A Model for Photoreceptor-Based Magnetoreception in Birds." *Biophysical Journal* 78:707–18.

- Ritz, T., Thalau, P., Phillips, J. B., & Wiltschko, R. (2004). "Resonance Effects Indicate a Radical-Pair Mechanism for Avian Magnetic Compass." *Nature* 429:177–80.
- Walker, M. M., Dennis, T. E., & Kirschvink, J. L. (2002). "The Magnetic Sense and Its Use in Long-Distance Navigation by Animals." *Current Opinion in Neurobiology* 12:735–44.
- Watson, J. B. & Lashley, K. S. (1915). "A Historical and Experimental Study of Homing." *Papers from the Department of Marine Biology of the Carnegie Institution of Washington* 7:9–60.
- Wiltschko, R. (2004). "Light-Dependent Magnetoreception in Birds : Interaction of at Least Two Different Receptors." *Naturwissenschaften* 91:130–34.
- Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2003). "Avian Navigation : From Historical to Modern Concepts." *Animal Behaviour* 65:257–72.
- Wiltschko, W., Wiltschko, R., Keeton, W. T., & Maddon, R. (1983). "Growing up in an Altered Magnetic Field Affects the Initial Orientation of Young Homing Pigeons." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12:135–42.
- Wiltschko, W., Traudt, J., Güntürkün, O., Prior, H, & Wiltschko, R. (2002). "Lateralization of Magnetic Compass Orientation in a Migratory Bird." *Nature* 419:467–70.
- Wiltschko, Wolfgang and Roswitha Wiltschko. (1972). "Magnetic Compass of European Robins." *Science* 176:62–64.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (1978). "Evidence for the Use of Magnetic Outward Journey Information in Homing Pigeons." *Naturwissenschaften* 18 65:112.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (1996). "Magnetic Orientation in Birds." *The Journal of Experimental Biology* 38:29–38.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (2002). "Magnetic Compass Orientation in Birds and Its Physiological Basis." *Naturwissenschaften* 89:445–52.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. (2005). "Magnetic Orientation and Magnetoreception in Birds and Other Animals." *Journal of Comparative Physiology A* 191:675–93.